УДК 569.362

В. А. Топачевский, А. В. Пашков

НАДВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА ВЫХУХОЛЕЙ РОДА *DESMANA* (INSECTIVORA, TALPIDAE)

Евроазиатские выхухоли трибы Desmanini — достаточно монолитная в систематическом отношении группа, представленная двумя современными — *Desmana* Guld. и *Galemys* Kaup и двумя вымершими — *Mygalea* Schreuder и *Mygalinia* Schreuder родами. Ныне живущие роды являются также геологически древними, уходя своими корнями в миоцен, по крайней мере, верхний. Находки представителей трибы не установленной родовой принадлежности известны в настоящее время из эоцен-олигоценовых отложений Казахстана (Гуреев, 1979). В целом же триба характеризуется широким распространением. Ее ареал включает всю Европу, кроме северных ее районов, часть Средней Азии и юг Сибири на восток до Забайкалья включительно. Тесные филогенетические связи между перечисленными родами легко доказуемы, исходя из общего типа строения постоянных коренных и верхних резцов, по которым они практически не различимы. Так, для всех них, в отличие от большинства прочих кротовых, свойственно в той или иной мере выраженное захождение режущего края гипоконида на тригонид на нижних молярах, раздвоенный мезостиль на верхних, мощное развитие трехгранных, приостренных к вершине, несколько продольно изогнутых и плотно прижатых друг к другу I^1.

Собственно дифференциацию Desmaninae на уровне родов отражают отличия в строении предкоренных зубов, а также в сущности сходных с последними клыков и задних резцов. В этом аспекте на передний край выдвигаются различия в соотносительных размерах отдельных зубцов в общем ракурсе всей системы в целом, что функционально сопряжено с иными направлениями специализации питания, в первую очередь, с различиями в характере удержания и раздавливания пищевых объектов в зависимости от размеров и степени их подвижности и, отчасти, со склерофагией. В сущности, с этими отличиями, по всей вероятности, коррелируют особенности строения всего жевательного аппарата в целом и, в первую очередь, нижней челюсти и соответствующих отделов черепа — мест прикрепления мышц жевательного комплекса, специфика которых у перечисленных родов выражена достаточно резко. Общие тенденции в развитии этих структур в филогенезе группы на сегодняшний день в целом ясны (Schreuder, 1940; Топачевский, 1962), хотя многие моменты, важные с точки зрения филогении и систематики подсемейства, требуют существенной детализации. Последнее во многом предопределено существовавшей на то время недостаточной палеонтологической документацией. В сущности этот пробел оказался незаполненным и по сей день по отношению к родам *Mygalea, Mygalinia* и *Galemys*, поскольку ни описание новых видов *Mygalea* и *Mygalinia*, сделанное по очень скудным материалам из миоплиоцена Казахстана, ни малообоснованный перевод в состав рода *Galemys* отдельных видов рода *Desmana* — *D. pontica* Schreuder, *D. semseyi* Kormos (Гуреев, 1979) вопроса не решают.

Совершенно иначе обстоит дело с родом *Desmana*, по которому за последние два десятилетия были получены достаточно многочисленные и принципиально новые материалы. Это в равной мере касается неогена и антропогена как Западной (Kowalski, 1956, 1960; Sulimski, 1959; Fejfar, 1964; Bachmayer, Wilson, 1970; Rzebik-Kowalska, 1971; Terzea, 1980), так и Восточной Европы (неопубликованные сборы, сделанные экспедициями отдела палеозоологии и палеонтологического музея Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР и любезно предоставленные нам материалы И. М. Громова, К. И. Шушпанова и др.). Изуче-

ние этих материалов показало, что *Desmana* представляет собой политипичный род, включающий, по крайней мере, пять внутриродовых группировок, каждая из которых характеризуется принципиально иными специализациями в строении предшествующих молярам зубов и, соответственно, иными структурными особенностями нижней челюсти и же-

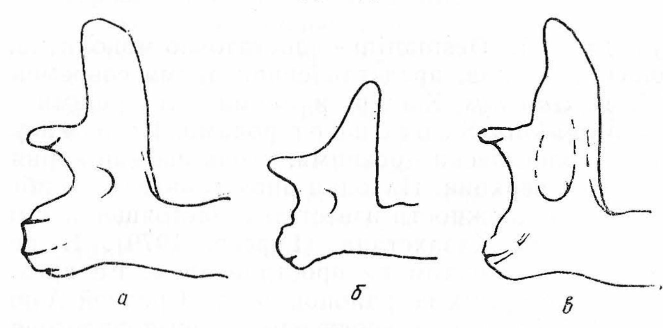


Рис. 1. Восходящая ветвь нижней челюсти некоторых Desmaninae с лингвальной стороны (Schreuder, 1940): *а — Desmana (Desmana) moschata; б — Galemys pyrenaicus; в — Desmana (Galemodesmana) nehringi.*

вательных отделов черепа. Эти признаки имеют, несомненно, групповой характер, вследствие чего выделение их в качестве категорий ранга подродов представляется нам весьма оправданным, тем более, что каждый подрод, как будет показано далее, включает две и более видовые формы. Это в полной мере касается и номинативного подрода, в составе которого, помимо рецентной *D. moschata* L., видовой специфичности не лишены, по крайней мере, группы раннеантропогеновых (*D. m. mosbachensis* Schmidtgen, *D. m. moravica* Schreuder, *D. m. magna* Owen) и позднепалеолитических (*D. m. hungarica* Kormos, *D. m. palaeoborysthenica* Topatshevsky) подвидов. Исходя из всего вышеизложенного, авторами предпринята попытка обосновать подродовую систематику рода *Desmana*, хотя некоторые подродовые градации с поступлением новых материалов впоследствии могут быть возведены даже в ранг родовых.

Отряд INSECTIVORA BOWDICH, 1821
Семейство TALPIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817
Подсемейство DESMANINAE THOMAS, 1912
Род *DESMANA* GULDENSTAEDT, 1777
Подрод *Desmana* Guldenstaedt, 1777

Типовой вид. *Desmana moschata* L., 1758; современный; центральные части бассейнов Волги, Дона и Урала, успешно реакклиматизирована на юге Горьковской обл. и по р. Сейм в Курской обл. Выпущена в бассейне Оби.

Диагноз. Объединяет наиболее крупных представителей рода: длина $M_1 - M_3$ более 8,5 мм. P^2 короче клыка или примерно равен последнему (у раннеантропогеновых форм); отношение длины P^2 к тому же промеру C в % — 82,8—90,5—101,9 (рис. 2). P^1_1 с одним корнем, причем P^1 значительно короче C (отношение соответствующих длин — 72,3—76,1—80,0). P_2 короче P_4. Наружная стенка подглазничного отверстия утонченная и сильно наклонена по отношению к продольной оси черепа. Горизонтальная ветвь нижней челюсти относительно высокая: ее высота за P_4 составляет более половины длины $M_1 - M_3$. Восходящая ветвь десманного типа строения (рис. 1*а*)*: сочленовный отросток относитель-

* Противопоставляется галемисному типу (рис. 1*б*), для которого свойственно: длинный сочленовный отросток (длина примерно равна и более таковой основания венечного), передний край венечного отростка вертикальный или слабо, а задний сильно наклонены вперед, в связи с чем вершина последнего узко закругленная; основание восходящей ветви длинное (его длина превосходит расстояние от нижнего края челюсти до верхнего края нижнечелюстного отверстия).

но короткий — его длина меньше длины основания венечного отростка, измеренной на том же уровне; венечный отросток в виде лопасти с широко закругленной вершиной, передний и задний его края слегка отклонены назад, реже занимают вертикальное положение; основание восходящей ветви укороченное — расстояние между передним его краем и

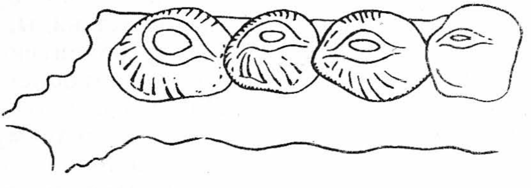


Рис. 2. Фрагмент межчелюстной и челюстной костей *Desmana (Desmana) moschata moschata* с С—P^3 sin. снизу (Топачевский, 1962).

вершиной задней вырезки меньше расстояния от нижнего края челюсти до верхнего края нижнечелюстного отверстия. Угловой отросток с двумя продольными гребнями на внутренней поверхности. Диафизарный отдел бедренной кости относительно широкий, сильно уплощенный в передне-заднем направлении (отношение передне-заднего поперечника в наиболее узком месте кости к ширине там же не превышает 61 %).

Сравнение будет проводиться по мере описания последующих подродов.

Состав подрода. Один современный — *D. moschata* L. и два-три ископаемых плейстоценовых вида; во всяком случае несомненна видовая самостоятельность, по крайней мере, одной-двух раннеплейстоценовых форм, описанных как *D. moschata magna* Owen, *D. m. moravica* Schreuder и *D. m. mosbachensis* Schmidtgen, а также средне- и позднеплейстоценовой *D. hungarica* Kormos, включающей в качестве подвида *D. h. palaeoborysthenica* Topatshevsky.

Геологическое и географическое распространение. Ранний плейстоцен — современность Западной, средней и южной полосы Восточной Европы.

Подрод *Praedesmana* subgen. nov.

Типовой вид. *Desmana thermalis* Kormos, 1930; поздний эоплейстоцен Венгрии.

Диагноз. Размеры более мелкие, чем у среднеплейстоценовых, позднеплейстоценовых и рецентного представителей номинативного подрода, близки к таковым раннеплейстоценовых видов последнего: длина M_1 — M_3 — 8,9—9,0—9,7 мм. P^2 заметно длиннее клыка: отношение длины P^2 к тому же промеру С составляет 117,3 % (рис. 3). P_1^1 с одним корнем, причем P^1, по всей вероятности, короче С. P_2 короче P_4. Наружная стенка подглазничного отверстия утолщена и расположена почти вертикально. Нижняя челюсть десманного типа (рис. 1, *а*) с высокой горизонтальной ветвью, высота которой за P_4 превышает половину длины M_1 — M_3. Диафиз бедренной кости менее расширен и уплощен в пе-

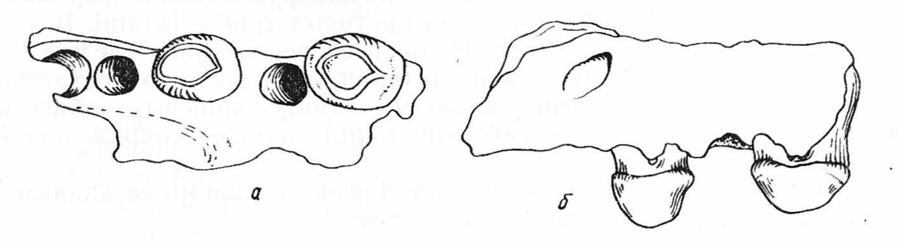


Рис. 3. Фрагмент межчелюстной и челюстной костей *Desmana (Praedesmana) nogaica* с С и P^2 sin. (Топачевский, 1962):
а — снизу; *б* — с лабиальной стороны.

редне-заднем направлении, чем у номинативного подрода (величина соответствующего индекса — 61,7—65,0—68,0 %).

Сравнение. От номинативного подрода отличается удлиненным P^2, широкой, расположенной почти вертикально наружной стенкой подглазничного отверстия; относительно узкими, менее уплощенными в передне-заднем направлении диафизами бедренных костей. Сравнение с прочими подродами будет проведено по мере их описания.

Замечания. Объединяет виды, по уровню специализации жевательного аппарата и общему развитию адаптаций к плаванию приближающиеся к представителям наиболее высокоспециализированного номинативного подрода. По всей вероятности, представляет собой предковую группу по отношению к последнему. Во всяком случае, древнейшие раннеплейстоценовые виды подрода *Desmana* по степени редукции P^2, ширине и степени уплощенности диафиза бедренной кости в какой-то мере могут рассматриваться в качестве переходных форм между указанными подродовыми группировками, однако более сдвинутыми эволюционно в сторону *Desmana.* Об этом в какой-то мере свидетельствует и достаточно четко выраженная тенденция к утончению и увеличению наклона наружной стенки подглазничного отверстия, наблюдаемая в филогенезе подрода *Desmana* (Топачевский, 1962).

Состав подрода. Представлен двумя видами — венгерской *D. thermalis* Kormos и южноукраинской *D. nogaica* sp. nov. Описание новых видов, входящих в состав рассматриваемого подрода, будет сделано в другой работе.

Геологическое и географическое распространение. Поздний эоплейстоцен Западной и южной полосы Восточной Европы. Приурочены к таманскому териокомплексу и его аналогам в Западной Европе.

Подрод *Pliodesmana* subgen. nov.

Типовой вид. *D. jalpugensis* sp. nov.; конечная фаза древнего эоплейстоцена юга УССР (с. Котловина Ренийского р-на Одесской обл.).

Диагноз. Размеры более мелкие, чем у предыдущего подрода: длина $M_1 - M_3$ — 8,1; 8,5; 9,0 мм. P_1 с одним корнем. P_2 длиннее P_4. Нижняя челюсть десманного типа (рис. 1, *а*), однако высота горизонтальной ветви колеблется в пределах половины длины $M_1 - M_3$ (соответствующий индекс — 48,2; 48,9; 51,9). По степени уплощенности диафиза бедренной кости сходен с предыдущим подродом (64,3 %).

Сравнение. От всех известных в настоящее время представителей рода *Desmana* отличается упомянутыми выше иными соотносительными размерами P_2 и P_4.

Замечания. По всей вероятности, представляет собой параллельную предыдущим подродам вымершую ветвь рода, сочетавшую значительную эволюционную продвинутость в направлении специализаций, свойственных номинативному подроду и *Praedesmana* с галемисными пропорциями P_2 и P_4. Интересно, что свойственные *Pliodesmana* и *Galemys* соотносительные размеры второго и четвертого нижних премоляров являются нормой для большинства кротовых трибы Talpini. В этом плане преимущественное развитие P_2 по всей вероятности следует интерпретировать как усиление специализации к удержанию достаточно подвижных, активно сопротивляющихся захвату пищевых объектов (кольчатые черви, крупные насекомые и др.), идущее сопряженно со склерофагией.

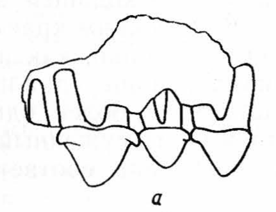
Состав подрода. Представлен двумя ископаемыми видами — *D. jalpugensis* sp. nov. и *D. moldavica* sp. nov.

Геологическое и географическое распространение. Завершающая фаза древнего эоплейстоцена западного Причерноморья УССР и Молдавии.

Подрод *Archaeodesmana* subgen. nov.

Типовой вид. *Desmana pontica* Schreuder, 1940; поздний миоцен Венгрии и Австрии.

Диагноз. Размеры мелкие: длина $M_1 - M_3$ не превышает 7,0 мм. P^2 значительно длиннее, чем клык, его длина превышает таковую последнего примерно на 1/3 (133,3) (рис. 4, *а*). P^1_1 — двухкоренные, при-



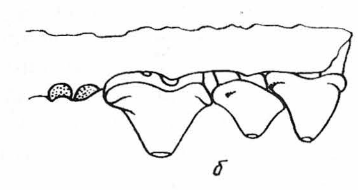


Рис. 4. Фрагмент челюстной кости *Desmana* (Schreuder, 1940):
а — *D. (Archaeodesmana) pontica*, с С—P^2 dex. с лабиальной стороны; *б* — *D. (Galemodesmana) neringi*, с С—P^2 sin, с лингвальной стороны.

чем P^1 заметно короче клыка (92,6 %). P_2 короче P_4. Наружная стенка подглазничного отверстия расширена, однако, по-видимому, более скошена в продольном направлении, нежели у *Praedesmana* и *Galemys*. Горизонтальная ветвь нижней челюсти относительно низкая у древних позднемиоценовых форм (отношение ее высоты за P_4 к длине $M_1 - M_3$ составляет менее 50 %) и высокая у эволюционно продвинутых плиоценовых видов (превышает величину указанного показателя).

Сравнение. От ранее описанных подродов четко отличается значительно большей относительной длиной P^2 и двухкоренным P^1. От всех известных ныне представителей рода *Desmana* отличается наличием P_1 с двумя корнями.

Замечания. Подрод объединяет наиболее примитивных представителей собственно выхухолей, хотя и включает также эволюционно достаточно продвинутые в общем направлении специализации *Desmana* формы. Это в первую очередь касается *D. verestchagini* Тор., которая, сохранив в целом примитивный тип строения предкоренных, характеризуется высокой горизонтальной ветвью нижней челюсти, продвинувшись в этом плане до уровня Praedesmana и Desmana, составляя вместе с последними, по всей вероятности, единый эволюционный ряд.

В последнее время появилась мало оправданная, на наш взгляд, тенденция рассматривать *D. pontica* в составе рода *Galemys* (Гуреев, 1979). Однако этому существенно противоречит общий тип строения предкоренных упомянутого вида. Во всяком случае, свойственный *Galemys* поворот P^1 по отношению к продольной оси зубного ряда (поперечное расположение), не выражен ни у типичных венгерских представителей этого вида, ни у австрийских близких форм из Кохфидиш. Что касается *D. verestchagini*, то у нее P_1 характеризуется продольным расположением по отношению к остальным предкоренным и клыку, что в равной мере касается и альвеол этого зуба.

Состав подрода. Представлен двумя ископаемыми видами — *D. pontica* Schreuder и *D. verestchagini* Topatshevsky.

Геологическое и географическое распространение. Верхний миоцен — нижний плиоцен Центральной Европы (Венгрия, Австрия, ФРГ, Северо-Западное Причерноморье СССР, Предкавказье).

Подрод *Galemodesmana* subgen. nov.

Типовой вид. *Desmana nehringi* Kormos, 1913; древний эоплейстоцен Венгрии.

Диагноз. Размеры мелкие: длина $M_1 - M_3$, за редким исключением, менее 8,0 мм. P^2 значительно длиннее клыка (рис. 4, *б*); длина первого более чем на 1/3 превышает тот же промер последнего (140—150 %). P^1 с двумя, а P_1 с одним корнем. Длина P^1 приближается к таковой клыка, а у отдельных видов даже равна или превосходит последнюю.

P_2 короче P_4. Нижняя челюсть с относительно низкой горизонтальной ветвью, высота которой за P_4 составляет менее 50 % длины M_1 — M_3. Строение восходящей ветви промежуточное между *Desmana* и *Galemys* (рис. 1, *в*). В частности, как и у *Desmana,* сочленовный отросток и основание восходящей ветви относительно короткие — длина сочленовного отростка менее таковой основания венечного на том же уровне, а расстояние между передним краем восходящей ветви и вершиной задней вырезки меньше такового между нижним краем челюсти и верхним краем нижнечелюстного отверстия. Однако, как и у *Galemys*, задний край венечного отростка сильно наклонен вперед, а на внутренней поверхности углового отростка наблюдается не более одного продольного гребня (рис. 1, *в*). Диафиз бедренной кости суженный, слабо уплощенный в передне-заднем направлении (величина соответствующего индекса превышает 70 %).

Сравнение. От номинативного подрода, *Praedesmana* и *Pliodesmana* четко отличается галемисными чертами в строении восходящей ветви нижней челюсти, относительно низкой горизонтальной ветвью последней, значительно меньшей степенью редукции предкоренных зубов. Кроме того, от *Pliodesmana* отличается иными соотносительными размерами и P_2 и P_4. Характеризуется также наиболее узкими диафизарными отделами бедренных костей среди всех известных в настоящее время представителей рода. От *Archaeodesmana* отличается относительно длинными P^1 — P^2 и однокоренным P_1.

Замечания. Подрод включает наиболее примитивных из всех известных представителей рода, сохранивших многочисленные черты галемисной организации, однако эволюционно продвинутых в сторону *Desmana.* Учитывая геологический возраст *Galemodesmana* (преимущественно древний эоплейстоцен), последних, по всей вероятности, следует рассматривать в качестве самостоятельной линии развития, параллельной основному филогенетическому ряду — *Archaeodesmana* — *Praedesmana* — *Desmana.* Наличие в составе рода переходных форм подобного типа строения может рассматриваться в качестве общих, хотя и достаточно древних эволюционных корней *Desmana* и *Galemys.* Не исключена также родовая самостоятельность *Galemodesmana.* Однако для окончательного решения этого вопроса требуется дополнительная палеонтологическая документация. Тенденция к включению в состав рода *Galemys* эоплейстоценовых венгерских *D. semseyi* Kormos (Kormos, 1913, 1938; Schreuder, 1940; Гуреев, 1979) мало оправдана, поскольку общий план строения нижней челюсти и зубов указанного вида в сущности не выходит за рамки галемодесманного типа, причем эволюционная продвинутость в направлении *Desmana* достаточно резко выражена.

Состав подрода. Представлен пятью ископаемыми видами — *D. nehringi* Kormos, 1913; *D. kormosi* Schreuder, 1940; *D. semseyi* Kormos, 1913; *D. getica* Terzea, 1980; *D. polonica* sp. nov.

Геологическое и географическое распространение. Древний эоплейстоцен Западной Европы (южная Польша, Венгрия, Румыния) и юго-запада Европейской части СССР. Проблематичные остатки близкой к *D. nehringi* формы известны также из плиоцена юго-западной части УССР.

SUMMARY. A superspecific system of the genus *Desmana* Güld. is tentatively proposed on the basis of a comprehensive analysis of new palaeontological material obtained during two last decades for a number of Neogene-Anthropogene sites in Western and Eastern Europe. After dentition peculiarities, the following subgenera are established: *Desmana* s.str., *Praedesmana* subgen.n., *Pliodesmana* subgen.n., *Archaeodesmana* subgen.n. and *Galemodesmana* subgen.n. It is possible that due to further improvement of information available some of above subgenera will be advanced to generic rank level. *Archaeodesmana, Praedesmana* and *Desmana* are considered as a continuous phylogenetic succession, whereas *Pliodesmana* and *Galemodesmana* represent parallel branches, derived from common trunk at different levels of the phyletic development of the genus.

Гуреев А. А. Насекомоядные.— Л. : Наука, 1979.— 502 с.— (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 4. Вып. 2).
Топачевський В. О. Нова форма вихухоля з середнього та пізнього плейстоцену УРСР.— Доп. АН УРСР, 1959, № 6, с. 666—671.
Топачевский В. А. Новый плиоценовый вид выхухоли из Предкавказья.— Палеонтол. журн., 1961, № 4, с. 131—137.
Топачевський В. О. Викопні вихухолі роду Desmana з неогенових та антропогенових відкладів Европейської частини СРСР.— В кн.: Викопні фауни України та суміжних територій. К. : Наук. думка, 1962, вип. 1, с. 7—90.
Топачевский В. А. Насекомоядные и грызуны ногайской позднеплиоценовой фауны.— К. : Наук. думка, 1965.— 164 с.
Bachmayer F., Wilson R. W. Small mammals (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from the Kohfidisch fissures of Burgenland, Austria. — Ann. Naturhistor. Mus. Vien, 1970, **74**, p. 533—587.
Fejfar O. The Lower-Villafranchian vertebrates from Hajnacka near Filakovo in Southern Slovakia.— Rozpr. Ústředn. ustavu geol., 1964, **30**, p. 1—115.
Kormos T. Trois nouvelles especes fossiles des Desmans en Hongrie.— Ann. Mus. nat. hung., 1913, **11**, p. 125—146.
Kormos T. Zur näheren Kenntnis der oberpliozänen Bisamspitzmäuse Südungarns. — Festschr. Embrik Strand, 1938, **4**, S. 163—180.
Kowalski K. Insectivores, bats and rodents from the early Pleistocene bone breccia of Podlesice near Kroczyce (Poland).— Acta palaeont. polon., 1956, **1**, N 4, p. 331—394.
Kowalski K. Pliocene insectivores and rodents from Rebielice Krolewskie (Poland).— Acta zool. cracov., 1960, **5**, N 5, p. 155—201.
Rzebik-Kowalska B. The Pliocene and Pleistocene insectivores (Mammalia) of Poland.— Ibid., 1971, **16**, N 9, p. 435—461.
Schreuder A. A revision of the fossil water-moles (Desmaninae).— Arch. neerl. zool. 1940, **4**, p. 201—333.
Sulimski A. Pliocene insectivores from Weze. — Acta palaeont. polon. 1959, 4, N 2, p. 119—173.
Terzea E. Deux Micromammifères du Pliocène de Roumanie.— Trav. Inst. Spéol. "Emile Racovitza", 1980, **11**, p. 191—201.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Поступила в редакцию
19.XI 1982 г.

ЗАМЕТКИ

УДК 595.773.4

Xyphosia laticauda Meigen — новый для фауны СССР вид мух-пестрокрылок (Diptera, Tephritidae). Среди материалов, любезно переданных нам В. М. Ермоленко, обнаружены 2 ♀ ранее известного из Австрии и Франции вида *Xyphosia laticauda* Mg. (Армения, Веди, 5.VI 1982, Ермоленко). В качестве кормовых растений в литературе указаны *Centaurea axillaris, C. montana* и *C. jacea.* — **В. А. Корнеев** (Киевский университет им. Т. Г. Шевченко, Киев).

УДК 595.773.4

Chatostoma giraudi Frauenfeld — новый для фауны СССР вид мух-пестрокрылок (Diptera, Tephritidae). В коллекции Зоомузея Московского университета обнаружен определенный Б. Б. Родендорфом, но до настоящего времени не упоминавшийся в публикациях, 1 ♂ редкого вида *Chetostoma giraudi* Frfld. из Узбекистана (Аман-Кутан, 20.VI 1938 <сборщик не указан>). Проверка показала правильность определения. Ранее вид был известен по единичным экземплярам из Италии и Австрии. К данному виду близки *Ch. stackelbergi* Rohd. из Ленинградской обл. и *Ch. melliculum* V. Richter из Южного Приморья. Экология не изучена. — **В. А. Корнеев** (Киевский университет им. Т. Г. Шевченко, Киев).